植 物 分 类 学 报 43 (6): 574–585(2005) doi:10.1360/aps040074
Acta Phytotaxonomica Sinica http://www.plantsystematics.com

· 综述 ·

姜科、闭鞘姜科植物繁育系统与传粉生物学的研究进展

[1,2]高江云 [1]任盘宇 [1]李庆军*
[1](中国科学院西双版纳热带植物园 云南勐腊 666303)
[2](中国科学院研究生院 北京 100039)

Advances in the study of breeding system and pollination biology of gingers (Zingiberaceae and Costaceae)

[1,2]GAO Jiang-Yun [1]REN Pan-Yu [1]LI Qing-Jun*
[1](*Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences*, Mengla, Yunnan 666303, China)
[2](*Graduate School of the Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100039, China)

Abstract In this paper we presented a review of the advances in the studies of breeding system and pollination biology of gingers. The Zingiberaceae is a large family of animal-pollinated pantropical monocotyledons with more than 1500 species in ca. 50 genera. There are many kinds of sexual variations occurring in the ginger family, such as gynodioecy, andromonoecy, flexistyly, protandry and self-incompatibility. Major pollinators include bees, hawkmoth, butterfly and birds, and different pollinators correspond with different morphological characteristics of flowers. Among the relatively few studies on the pollination biology, members of this family display some unique pollination mechanisms and breeding systems. Flexistyly, found in the genera of *Amomum* and *Alpinia*, is regarded as a unique behaviour mechanism that encourages outcrossing; a new self-pollination mechanism has been discovered in *Caulokaempferia coenobialis*, in which a film of pollen is transported from the anther by an oily emulsion that slides sideways along the flower's style and into the individual's own stigma. These studies and discoveries give us a better understanding on the diversity of pollination and breeding systems of gingers. For future research, we suggested that more studies should be carried out on the pollination and breeding systems of gingers in a wider range, and phylogenetic research should be conducted to understand the evolution of pollination and breeding system in Zingiberaceae, and for the flexistyly, more detailed studies should be done about this unique sexual polymorphism.

Key words Zingiberaceae, Costaceae, breeding system, pollination biology, advance.

摘要 综述了姜科Zingiberaceae植物繁育系统和传粉生物学方面的研究及其进展。姜科有50余属1500多种,是一个泛热带分布的、动物传粉的单子叶植物大科。姜科植物中存在着雌花两性花异株、雄花两性花同株、花柱卷曲性、雄性先熟、自交不亲和等多种性表达方式和花部机制。姜科植物重要的传粉动物包括各种蜂类、天蛾、蝴蝶、鸟类等,不同的传粉动物对应不同的花部特征。在相对有限的研究中,姜科植物展现出了一些独特的传粉和繁育机制,在豆蔻属*Amomum*、山姜属*Alpinia*等植物中发现的花柱卷曲性被认为是植物界中一种独特的促进异交的行为机制,在对黄花大苞姜*Caulokaempferia coenobialis*的研究中

———————————

2004-06-21 收稿, 2005-08-29 收修改稿。
基金项目: 国家自然科学基金项目(30400055,30225007)(Supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant Nos. 30400055, 30225007)。
* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: qjlixtbg@bn.yn.cninfo.net)。

发现了植物界中一种全新的花粉滑动自花传粉机制,这些新的研究和发现丰富了我们对姜科植物传粉和繁育系统多样性的认识。本文提出了今后姜科植物繁殖生物学研究的建议:对更多未知姜科植物类群的传粉和繁育系统进行研究;从系统发育的角度开展姜科不同类群植物的传粉和繁育系统的演化研究;对花柱卷曲性这一独特的性多态现象开展全面深入的研究。

关键词 姜科; 闭鞘姜科; 繁育系统; 传粉生物学; 进展

从广义上说,植物的繁育系统包括了植物一个种内对下一代个体的遗传贡献的有关性表达的所有特征(Wyatt, 1983);从狭义上讲,指控制居群或分类群中异交或自交相对频率的各种生理、形态机制(Heywood, 1976)。传粉生物学是研究与传粉事件有关的种种生物学特性及其规律的一门学科,是植物生殖生态学、居群生物学和进化生物学中的热门领域(Huang & Guo, 2000)。随着传粉生物学和进化生物学研究的深入,人们逐渐认识到,开展专科专属植物的传粉系统的演化研究对揭示有花植物繁育系统的起源和演化有重要的意义。

姜科Zingiberaceae是一个有着50余属1500多种的单子叶植物大科,主要分布于东南亚和太平洋岛屿,仅有一个属(*Renealmia* L.)在美洲有分布,4个属(*Aframomum* K. Schum., *Aulotandra* Gagnep., *Siphonochilus* J. M. Wood & Franks, *Renealmia*)在非洲有分布(Larsen et al., 1998)。闭鞘姜科Costaceae有4属约110种,主要分布于热带美洲,在较早的分类中,闭鞘姜科包含在姜科中,但由于一些显著的不同特点,现在被承认为一个独立的科(Kress et al., 2002)。习惯上所指的姜科植物(广义的姜科植物)亦包括现在的闭鞘姜科植物。

长期以来,对姜科植物传粉生物学的研究相对较少,很多相关知识都来自于分类学、生态学等方面的初步观察和研究(Endress, 1994; Larsen et al., 1998),但最近几年来在传粉生物学方面的一系列研究结果(Classen, 1987; Ippolito & Armstrong, 1993; Kato et al., 1993; Kato, 1996; Sakai et al., 1999; Li et al., 2001a, b; Gao et al., 2004; Wang et al., 2004),展示了姜科植物中存在的极其多样性的传粉和繁育系统。本文以大量文献资料为线索,并结合我们近年来的研究成果,较全面地总结了有关姜科植物繁育系统及传粉生物学方面的研究,以期能对这一植物类群的系统研究提供帮助。

1 姜科植物性表达方式的多样性

花作为被子植物的繁殖器官,在形态结构上展示了高度的多样性,雌雄两性的表达也多种多样(Geber et al., 1999; Huang & Guo, 2000; Barrett, 2002)。在有花植物中,绝大多数是两性花植物(hermaphroditism),但雌雄两性器官表达的不同组合在植物中皆有发现,包括雌雄同株(monoecy)、雌雄异株(dioecy)、雄花两性花同株(andromonoecy)、雌花两性花同株(gynomonoecy)、雄花两性花异株(androdioecy)、雌花两性花异株(gynodioecy)、三性花同株(trimonoecy)、三性花异株(trioecy)(Huang & Guo, 2000)。而在两性花植物中,雌雄两性器官通过多种形式的空间上的分离(雌雄异位herkogamy)、成熟时间的不同(雌雄异熟dichogamy)以及生理上的机制(自交不亲和self-incompatibility)来达到雌雄两性分离的现象也非常普遍(Lloyd & Webb, 1986; Webb & Lloyd, 1986; Uyenoyama, 2000)。为什么植物进化出如此多样的性表达方式?是否只是为了达到最基本的目的——交配成功?两性分

离的可能进化途径是什么？这些都是尚未有确切答案而进化生物学家十分感兴趣的问题(Barrett, 2002)。

姜科植物大多数皆为两性花植物。但早在1904年Schumann在对山奈属*Kaempferia* L.的*K. natalensis* Schltr. & K. Schum. ex K. Schum.的标本进行鉴定时,就认为这个种可能是雌雄异株植物,但他没有能发现雄性花。Wood和Franks(1911)把产于非洲及马达加斯加的一类姜科植物成立为一个新属*Siphonochilus* J. M. Wood & Franks,并观察到雌花和两性花,即雌花两性花异株植物。在山姜属*Alpinia* Roxb.的*Dieramalpinia* K. Schum.亚属中的两个组sect. *Myriocrater* K. Schum.和sect. *Eubractea* K. Schum.的植物,其蝎尾状聚伞花序下部的花为两性花,其余的花则为功能上的雄性花,在*Myriocrater*组中,只有下部的第一朵花(很少第二朵)是两性花,而在*Eubractea*组中,花序的下部或多或少都能结实(Burtt & Smith, 1972; Smith, 1977, 1989, 1990)。Sakai和Nagamasu(1998)在对马来西亚婆罗洲的姜科植物的研究中发现豆蔻属*Amomum* Roxb.的*A. polycarpum* (K. Schum.) R. M. Sm.是雄花两性花同株,其植株的大部分花序上都具有两种类型的花,一种类型的花其子房较大,并有可育的花药,子房能发育成果实,是两性花,而另一种类型的花子房较小,虽然也有退化的胚珠,但从不产生果实,只具有雄性功能。刘志秋等(2004)观察到澜沧舞花姜*Globba lancangensis* Y. Y. Qian具有雄花及两性花同株的性表达特征,雄花及两性花的花粉在中午12:00以前活力很高,之后雄花的花粉活力急剧下降,而两性花的花粉到16:00仍有萌发能力;同时,澜沧舞花姜在花序上产生雄花及两性花,每个花序每天仅开少量的花,其中50%的时间仅开雄花或两性花,在整个种群中形成了一定程度的暂时性的雄花两性花异株现象。

姜科的两性花植物中,在豆蔻属的栽培植物草果*Amomum tsao-ko* Crevost & Lemarie (Cui et al., 1996)和山姜属植物(Li et al., 2001a, b)中都分别发现了一种独特的性多态现象(sexual polymorphism), 李庆军等(Li et al., 2001a, 2002)将其命名为花柱卷曲性(flexistyly),

→

图**1–12** **1.** 节鞭山姜的柱头下垂型花在上午阶段。**2.** 大木蜂正在给上午阶段的马来良姜柱头上举型花授粉,宽大的唇瓣作为传粉者"登陆"的平台。**3.** 毛舞花姜的花,其花柱下弯,使柱头和花药刚好能达到传粉者的背部。**4.** 莴笋花的花,其5枚退化雄蕊形成宽大的唇瓣。**5.** 黄花姜黄的花,花药和附属体形成杠杆结构。**6.** 天蛾正在给黄白姜花传粉,其被胶液覆盖的花粉能有效地粘到天蛾的翅膀上。**7.** 火炬姜的整个花序像一朵艳丽的单花,为太阳鸟传粉。**8.** 多毛姜的花序含黏液,起到保护花蕾和幼果的作用。**9.** 喙花姜的花具有适宜于鸟传粉的花部特征,一种太阳鸟正在访问其花。**10.** 味极苦姜黄巨大而艳丽的苞片替代花瓣起着吸引传粉者的作用,花序下部为可育花。**11.** 雄性先熟的大花拟姜黄处于雄性阶段的第一天的花。**12.** 黄花大苞姜生长在缺乏传粉昆虫的阴湿环境中,依靠一种独特的主动自花授粉方式繁衍后代。

Figs. 1–12. **1.** A cataflexistylous flower of *Alpinia conchigera* Griff. at its male phase. **2.** An anaflexistylous flower of *Alpinia mutica* Roxb. at its female phase and its pollinator a *Xylocopa tenuiscapa* bee. **3.** The flowers of *Globba barthei* Gagnep. with curly style. **4.** The flower of *Costus lacerus* Gagnep. with a broad labellum evolved from five united staminodia. **5.** The flower of *Curcuma flaviflora* S. Q. Tong. Note its anther and basal appendages form a hinge contrivance for cross-fertilization. **6.** A hawkmoth pollinated a flower of *Hedychium chrysoleucum* Hook., whose pollen is covered by sticky liquid which serves to attach the pollen grains to hawkmoth's wings. **7.** The inflorescence of *Etlingera elatior* (Jack) R. M. Sm. looks like a very conspicuous single flower, and it is pollinated by sunbird. **8.** The inflorescences of *Zingiber densissimum* S. Q. Tong & Y. M. Xia secrete sticky liquid for protecting the flower buds and young fruits from herbivores. **9.** A sunbird visited the flower of *Rhynchanthus beesianus* W. W. Smith, which has many characteristics for bird-pollination. **10.** The larger coloured sterile bracts of *Curcuma amarissima* Rosc. serve to attract pollinators, and the inconspicuous fertile flowers locate the under parts of inflorescence. **11.** The first-day flower of protandrous *Curcumorpha longiflora* (Wall.) Rao & Verma at its male phase. **12.** *Caulokaempferia coenobialis* (Hance) K. Larsen is a perennial ginger which grows at dankish rocks beside the stream of monsoon forest valley depending on a novel autonomous self-pollination for reproduction.

其种群具有两种表型的个体:花柱下垂型(cataflexistyly)(图1)和花柱上举型(anaflexistyly)(图2)。两种表型的花都是早晨6点左右开放,傍晚凋谢,前者的花在开放时花药随之裂开、散粉,此时柱头却反卷于花药之上,远离被昆虫授粉的位置,到了中午时柱头开始向下运动,到达授粉的位置,此时由于上午昆虫的频繁访问,其花药已没有花粉了;花柱上举型却与之相反,其花在开放时花药并不裂开,柱头却位于被授粉的位置,中午时柱头开始向上运动,最



后反卷于花药之上,随后花药才开裂、散粉。Takano等(2005)最近对马来西亚的山姜属植物*Alpinia nieuwenhuizii* Valeton的观察也得到了相同的结果。这两种表型的个体在自然种群中的比例为1:1,且开花也是同步的(Li et al., 2001a, b)。花柱卷曲性机制在功能上类似于异型雌雄异熟(heterodichogamy) (Renner, 2001; Barrett, 2002),但它却是通过主动的行为机制——柱头的运动来实现雌雄结构的分开,这使不同的表型在时间和空间上柱头和花药分别处于互惠的位置(Zhang & Li, 2002)。

姜科植物多为自交亲和,但姜花属*Hedychium* J. König也有种类报道为自交不亲和(Holttum, 1950),其中,小毛姜花*H. villosum* Wall. var. *tenuiflorum* Wallich ex Baker为完全自交不亲和(高江云等,未发表资料);刘志秋等(2004)在对澜沧舞花姜的研究中发现,其人工自交与异交下结实率没有差异,但自交结实率显著低于异交结实率,该作者认为澜沧舞花姜有明显的自交不亲和现象。

我们在对大花拟姜黄*Curcumorpha longiflora* (Wall.) A. S. Rao & D. M. Verma的研究中发现其为雄性先熟,同时在自然种群中,有一种特殊的开花机制配合其雄性先熟从而有效地促进了异交(Gao et al., 2004)。与其他姜科植物不同,大花拟姜黄具有2天的花期,第一天,其花在凌晨5:00左右完全开放,花药也随之裂开、散粉,此时柱头却包藏在2个花粉囊的底部,并不暴露出来,这一阶段持续约15 h,为雄性阶段(图11);到了傍晚(18:00–19:00),2个花粉囊开始向上反卷,暴露出柱头,柱头慢慢向下弯垂,在午夜时到达可被授粉的位置,并分泌大量萌发液,花朵进入雌性阶段,持续到第二天傍晚花朵凋谢。对于同一朵花而言,其雄性和雌性没有重叠的阶段,因此有效地防止了自花授粉(autogamy)的发生。更为奇妙的是,野生条件下大多数个体每一植株上的花序隔一天才开一朵花,使得该物种在居群水平上呈现出功能性雌雄异株(functional dioecy),几乎完全避免了同株异花授粉(geitonogamy)的发生(Gao et al., 2004)。大花拟姜黄通过2天花期实现雄性先熟,是雄性先熟这一机制在姜科植物中的首次发现和报道,虽然Roxburgh(1820)和Porsch(1924)都已分别观察和报道了红豆蔻*Alpinia galanga* (L.) Willd.和*Alpinia hookeriana* Valeton等多种山姜属植物中的雄性先熟型(柱头下垂型) (Endress, 1994; Fægri & van der Pijl, 1979),但他们没有注意到山姜属中的另外一种表型——雌性先熟型(柱头上举型),这两种机制构成了独特的花柱卷曲性机制(Li et al., 2001a, b)。在和拟姜黄属*Curcumorpha* A. S. Rao & D. M. Verma相近的凹唇姜属*Boesenbergia* Kuntze中,我们也观察到白斑凹唇姜*B. albo-maculata* S. Q. Tong、凹唇姜*B. rotunda* (L.) Mansf.和*B. albolutea* (Baker) M. Sanjappa同样具有雄性先熟现象。

2 姜科植物的花部特征和访花动物的多样性

植物的花部特征与传粉者行为、传粉机制和植物适合度有着紧密的关系,花部特征与传粉者的相互影响、相互作用被认为是被子植物花进化的重要推动力,即花部特征是由传粉者来塑造的(Stebbins, 1974; Huang & Guo, 2000)。

姜科植物的花通常组成聚伞圆锥花序,顶生或从根茎抽出。花常两侧对称,也有一些属具有不对称的花,如姜花属和山奈属。花具有苞片或小苞片,有的苞片相对于花瓣而言巨大而艳丽,替代花瓣起着吸引传粉者的作用(图10),如姜黄属*Curcuma* L.、茴香砂仁属*Etlingera*

Giseke等;有些植物的苞片内含有液体,起到保护花蕾和幼果的作用(图8)。在一些属中,花序半埋于地下,如*Achasma* Griff.、小豆蔻属*Elettariopsis* Baker、茴香砂仁属和*Siphonochilus* (Holttum, 1950; Gordon-Gray et al., 1989),在一些极端的例子中,花冠管和子房都埋于地面下,只有开花时花的延伸部分才露出地面(Holttum, 1950)。

姜科植物的花有6枚花被片,外轮3个萼片合生形成管状,内轮花冠管常较细长。雄蕊6枚变异极大,一般认为其中的2枚变为形状不一的侧生退化雄蕊,3枚融合发育为花瓣状的唇瓣,只有1枚发育成雄蕊;雄蕊和唇瓣合生在一起,在基部形成管状或杯状的花冠管。唇瓣的游离部分有的相对较大而延展,有利于传粉昆虫的"登陆"(Sakai et al., 1999; Li et al., 2001b)(图2),如山姜属和舞花姜属;有的较小,如豆蔻属,此外,大豆蔻属*Hornstedtia* Retzius的隔膜也参与到了花冠管的形成,其花冠管可长达6–7 cm,如*H. incana* R. M. Sm. (Smith, 1985)。

花药由2花粉囊组成,一些属中有显著的药隔附属体。姜花属植物在每一个花粉囊的侧面有一层具有分泌功能的毛,能分泌一种胶液来覆盖花粉,使花粉能粘到传粉的鳞翅类昆虫的翅膀上(Vogel, 1984)(图6)。和强壮的雄蕊相反,姜科植物中空的花柱纤细而柔弱,常发育于雄蕊花丝的槽中,从花药室之间穿出,因而柱头总是暴露在花药之上。子房为3室中轴胎座或1室侧膜胎座。子房顶部具2枚形状各式的上位腺体。

不同类群的姜科植物其传粉者也各不相同。Knuth et al.(1904/1905)观察到天蛾给花为白色而有浓香的姜花*Hedychium coronarium* J. König传粉,而红姜花*H. coccineum* Smith的传粉者则为蝴蝶。豆蔻属草果的传粉者为熊峰*Bombus* spp.(Cui et al., 1996)。山姜属的*Alpinia speciosa* K. Schum.是较大的蜂类(Euglossines, *Centris*, *Bombus*)传粉(Müller, 1888);毛瓣山姜*A. malaccensis* (N. L. Burman) Roscoe和*A. hookeriana*的传粉者为木蜂(Porsch, 1924; van der Pijl, 1954);长柄山姜*A. kwangsiensis* T. L. Wu & S. J. Chen的传粉者为大木蜂*Xylocopa magnifica*和圆柄木蜂*X. tenuiscapa* (Li et al., 2001b, 2002);云南草蔻*A. blepharocalyx* K. Schum.的传粉者为2种木蜂*Xylocopa* spp.和*Apis cerana cerana* (Zhang et al., 2003);在马来西亚的Borneo,山姜属植物*Alpinia nieuwenhuizii* Valeton的主要传粉者为雌性木蜂*Xylocopa latipes*, 其访花频率呈现出2个峰值,分别在上午的6:00–8:00和下午的16:00–18:00,而这两个时段正好是*A. nieuwenhuizii*花柱下垂型和花柱上举型的花各自处于花药散粉和柱头接受花粉的最佳时段(Takano et al., 2005)。Müller(1931)根据舞花姜属植物的花部结构推测蝴蝶应该是其传粉者,而在西双版纳,澜沧舞花姜的主要传粉者是排蜂*Megapis dorstata*和黄绿彩带蜂*Nomia strigata* (Liu et al., 2004)。Maas(1977)描述了*Renealmia*属中两种类型的植物,一类具有管状的花、微红的苞片和丰富的花蜜,为蜂鸟传粉;另一类其花的唇瓣由一个管状物和水平方向扩展的翼组成,通常苞片绿色,蜜腺发育不完全,为蜂类传粉。而大豆蔻属的植物则是蜜雀传粉(Ippolito & Armstrong, 1993)。Schumann (1904)认为蜂类也可能是其他一些具有基生花序的属的传粉者,如茴香砂仁属、小豆蔻属和*Geostachys* Ridl.。Kato(1996)在马来西亚的Sarawak发现*Arachnothera longirostra*和*A. robusta* 2种长喙的捕蛛鸟是具有长花冠管的*Etlingera brevilabris* (Val.) R. M. Sm.和*Hornstedtia tomentosa* (Blume) Bakh. f.的传粉者,这2个种皆为基生的红色花序;小型的蜂类(*Halictidae*)给豆蔻属的*Amomum polycarpum*和凹唇姜属的3个种传粉;而中等

体形的2种无垫蜂(*Amegilla*)则是*Amomum gyrolophos* R. M. Sm.、偏穗姜属*Plagiostachys* Ridley的*P. crocydocalyx* (K. Schum.) B. L. Burtt & R. M. Sm.和*Globba brachyanthera* K. Schum.的传粉者。李庆军等(未发表资料)观察到鸟类访问喙花姜*Rhynchanthus beesianus* W. W. Smith,喙花姜每个花序具15–20朵排列紧密的花,花在花序上向同一侧开放,花的小苞片鲜红色,其花丝舟状,基部形成一个适合于鸟喙的槽,两侧有两条深紫色的蜜导(图9)。

Sakai等(1999)系统地对Borneo的11属的29种姜科植物的花部形态特征和传粉者的相互关系进行了研究,将其归纳为3个传粉功能群(pollination guilds)。(1)捕蛛鸟传粉功能群(Spiderhunter-pollinated guild), 2种捕蛛鸟*Arachnothera longirostra*和*A. robusta*为主要传粉者,4个属中的8种为此功能群: *Amomum roseisquamosum* H. Nagamasu & S. Sakai、*Etlingera* aff. *brevilabris* (Val.) R. M. Sm.、*Et.* aff. *metriocheilos* (Griff.) R. M. Sm.、*Et. punicea* (Roxb.) R. M. Sm.、*Hornstedtia reticulata* K. Schum.、*H. leonurus* Retz.、*H.* aff. *minor* Valeton和*Plagiostachys strobilifera* Ridl.,这些植物的花都具有较长的花冠管(>31 mm)、大花药(6–16 mm),但花丝的游离部分却较短(1.7–3.0 mm),花一般粉红或红色,有时具黄色或白色的蜜导。(2)无垫蜂传粉功能群(*Amegilla*-pollinated guild),中等体型的2种无垫蜂*Amegilla insularis*和*A. pendleburyi*为主要传粉者,7个属的11种属于此功能群:闭鞘姜*Costus speciosus* (J. König) Smith、*C. globosus* Blume、*Alpinia glabra* Ridl.、*Globba brachyanthera*、*Amomum calyptratum* S. Sakai & H. Nagamasu、*A. gyrolophos*、*A. oliganthum* K. Schum.、*Elettariopsis* sp.、*Plagiostachys crocydocalyx*、*Plagiostachys* sp.和*Zingiber longipedunculatum* Ridl.,通常其花的唇瓣较宽大,可作为传粉者登陆的平台,花一般为橘黄色或白色,极少有红色。(3)隧蜂传粉功能群(halictid-pollinated guild),体形较小的4种隧蜂(3种*Nomia* sp.和*Thrinchostoma afaciatum*)为传粉者,4属10种姜科植物属于此功能群: *Boesenbergia gracilipes* (K. Schum.) R. M. Sm.、*B.* aff. *variegata* R. M. Sm.、*B. grandifolia* Loes.、*Elettaria longituba* (Ridl.) Holttum、*Elettariopsis* aff. *kerbyi* R. M. Sm.、*Elettariopsis* sp.、*Amomum coriaceum* R. M. Sm.、*A. durum* S. Sakai & H. Nagamasu、*A. polycarpum*和*A. somniculosum* S. Sakai & H. Nagamasu,这些种类雌蕊和雄蕊都相对较小,花冠管的入口处不紧闭,花序不高于地面30 cm,大部分种类的花为白色且唇瓣上有黄色和红色的斑点或条纹。Sakai等的研究再次证明了花部特征和传粉功能群之间有显著的相关性,同时植物和传粉者之间的相互关系在花形态的进化中起着重要作用。

闭鞘姜科植物的花和姜科植物不同之处在于其5枚退化雄蕊联合形成了一个宽大的唇瓣(Costerus, 1916; Troll, 1928)(图4)。花部的比例变化较大,那些有狭窄、厚壁的花冠管,唇瓣黄色、橘黄色或红色的种类,为蜂鸟传粉(*Costus* sect. *Ornithophilus* Maas) (Stiles, 1978);另一些种类的花冠管则短而宽,唇瓣更扁平,白至黄色,且常有红色条纹,是蜂类传粉(*Costus* sect. *Costus*) (Maas, 1972, 1977)。*Costus malortieanus* H. Wendl.属于中间类型,蜂鸟和长舌蜂(euglossine bee)传粉;*Dimerocostus* Kuntze属也是长舌蜂传粉(Vogel, 1966)。在东半球的热带地区,闭鞘姜属*Costus* L.主要由木蜂传粉(van der Pijl, 1954)。对于*C. woodsonii* Maas和其他的一些种类,其厚厚的苞片具有保护花蕾和幼果的作用,苞片也能产生蜜液吸引蚂蚁来防止其他动物对花序的侵食(Schemske, 1980)。在中美洲的巴拿马,闭鞘姜属的3个种被发现同时具有自交亲和和近交衰退的特性,然而其每天只开一朵花的特性及长舌

蜂传粉暗示其具有较高的异交可能性(Schemske, 1983)。Schemske(1981)也发现闭鞘姜属的2个种*C. allenii* Maas和*C. laevis* Ruiz & Pav.具有相同的花部特征,在同一地区,花期同步、传粉者也相同,但2个种之间的杂交却强烈地不亲和,这说明了其适应的趋同性是由于分享相同传粉者而产生的。

3　姜科植物传粉机制的多样性

由于姜科植物主要分布在东南亚地区及南太平洋岛屿上,这些地区大都相对闭塞和落后,因此,尽管姜科植物具有艳丽多彩、结构各异的花器官,对姜科植物传粉生物学的专门研究还相对较少,但这些有限的研究却展示了姜科植物极其多样的传粉机制。

Lynch(1882)和Troll(1929, 1951)在象牙参属*Roscoea* Smith, Schumann(1904)在姜黄属*Curcuma*,以及Holttum(1950)在*Camptandra* Ridl.属的研究中都发现这些植物的花药在其基部具有一个强壮的附属体,花药和花冠的连接部位可自由转向,这样花药和这个附属体形成了一个类似杠杆的结构(图5)。附属体一端位于花的入口处,当传粉者进入花时,必然使附属体向上翻转,使得另一端的花药连同其扣住的柱头向下翻转,蹭到传粉昆虫的背部,昆虫背部带来的花粉授到了柱头的同时,花药中的花粉也传递到了昆虫的背部。当昆虫从花中退出来时,这样的装置则使花药一端向相反的方向运动,不能接触到昆虫,从而有效地促进了异花传粉。这一机制和唇形科Lamiaceae鼠尾草属*Salvia* L.相似。

Ippolito(1993)对澳大利亚唯一的大豆蔻属植物*Hornstedtia scottiana* K. Schum.的研究发现,3种蜜雀(Melphagidae)是其有效的传粉者;自交亲和但在结实率和种子质量上表现出显著的近交衰退。同时又具有一种独特的延迟自交机制(delayed selfing mechanism),其花在清晨6时左右完全开放,开放后的前6个小时,花朵形态保持不变,为异花传粉的时间,其传粉者的访问高峰也在这一时段内;到了中午12时左右,如果已被授粉,则其花冠管开始以6–8 mm/h的速率伸长,2–4 h后就衰败而导致花凋谢,若到12点时花未被授粉,其花冠管则开始以4–4.5 mm/h的速率伸长,持续约4 h,在此期间仍保持异交的机会,如果仍未被授粉,最终缓慢伸长的花冠管把花粉推到位置固定、呈铲形的柱头上从而完成了自花授粉,因此其单花寿命视其花何时、如何被授粉而在6–12 h内变动。

Müller(1890)和Kunckel d'Herculais(1910)观察到天蛾给姜花及其他一些种传粉时的有趣现象,天蛾把长而僵直的口器插入到狭窄而弯曲的花冠管中吸取花蜜,由于吸完花蜜的花冠管中形成了真空,把天蛾"吸"住了,天蛾挣脱的过程中翅膀碰触到翘在一侧的柱头和花药,从而完成了传粉。

舞花姜属植物以其精巧的花而著称,花具有长而弯曲的花丝和侧生药隔附属体。花冠管数厘米长、极细,内表面长有毛,从而形成毛细系统使花蜜能到达上部(Müller, 1931)。和姜科的其他植物一样,蕾期花柱被花药扣住,余下部分在花丝侧部的沟槽中,花开后,花柱由于短于弓形的花丝而被拉伸形成"弓弦",这样使花药和柱头向下弯曲,刚好能达到传粉者的背部(图3)。柱头紧位于花药之上,一个由厚角组织形成的相对较薄的区域如铰链一样把花药连接起来,这可能起到缓冲传粉者所带来的冲击的作用,侧生药隔附属体可能起到平衡棒的作用,使花药即使在传粉者从一侧接近花朵时也能始终处于最佳传粉位置(Müller,

1931)。

茴香砂仁属约有70余种,皆为基生花序,最广为人知的应该是火炬姜*Etlingera elatior* (Jack) R. M. Sm.,其花序梗极长,整个花序远远高于地面,密集的小苞片呈艳丽的红色,下半部分辐射状排列,使整个花序像一朵艳丽的单花(图7)。其花也为红色,但唇瓣具黄色的边缘,唇瓣边缘向上卷起形成一个杯状体,里面充满了大量水质的蜜液。花序上每轮数朵花同时开放,整个花序的花持续约3周。因为同一个植株总是有处于不同阶段的花序,所以蜜液是可持续获得的。Classen(1987)在新加坡植物园,Knuth等(1904/1905)在爪哇的Bogor植物园都分别观察到太阳鸟作为火炬姜的传粉者,它们停在强壮的花序中部,把喙向下插入开放的花朵中,头的下侧部就带上了花粉并把它传到了柱头上。火炬姜的花冠管相对较宽而长(可达5 cm),在和唇瓣基部的连接处有一圈毛,可能起到防止盗蜜者进入的作用。蝴蝶也被观察到可作为火炬姜的传粉者(Classen, 1987)。

最近,Wang等(2004)在对黄花大苞姜*Caulokaempferia coenobialis* (Hance) K. Larsen的研究中发现了植物界中一种全新的传粉机制——花粉滑动自花传粉机制。黄花大苞姜为多年生、落叶宿根、柔弱的草本植物,仅分布于我国的广东、广西,生于海拔300–500 m的亚热带季雨林下潮湿处或山谷溪流边陡峭石壁上(图12)。其花寿命约2天,花在凌晨6:00–6:30开放,花药同时裂开,花粉呈粘液状从两个花粉囊溢出形成液滴,随后两液滴汇合形成一层花粉液浆膜迅速在花柱面上展开,然后慢慢滑向柱头。花粉液浆膜约在当天下午15:00开始到达柱头,并在第二天上午7:30以前完全到达柱头,从而完成自花传粉(王英强, 2004; Wang et al., 2004)。野外并没有观察到传粉动物访问黄花大苞姜,开花前套袋处理的结实率和自然结实率也没有显著差异,说明黄花大苞姜是通过自花传粉进行有性繁殖的(王英强, 2004)。黄花大苞姜虽然是自花传粉,其花却具有典型的昆虫传粉的花部特征,如花形态较大,为鲜艳的黄色,能分泌花蜜等。王英强(2004)认为这种独特的花粉滑动自花传粉机制是由虫媒异花传粉类型进化而来的,是黄花大苞姜长期适应于高度潮湿且缺乏传粉昆虫的生境的结果。这一发现,对研究有花植物繁育系统的演化及其对环境的适应具有重要的科学意义,同时也表明对姜科植物多样的繁育系统了解得还不够深入。

4 结语

姜科植物的分布中心为东南亚地区,这一地区由于受到自然和社会经济条件的制约,尚有许多研究空白,同时传粉生物学研究的特殊性(长期的野外观察和试验)也使姜科植物在传粉生物学方面的研究相对较少,然而这些有限的研究已经初步揭示了姜科植物中一些独特的传粉和繁育机制。姜科不同类型的植物在开花特性、花部特征等方面的较大差异,必然和独特的传粉和繁育系统相联系。人们对姜科的一些属种的繁殖特性的认识仍极为有限,同时,不断有新种被发现,新属被确立,因此对未知的姜科植物类群的传粉和繁育现象的观察和研究,揭示其适应意义仍是姜科植物繁殖生物学研究的重点之一。

最近在姜科植物中相继发现的花柱卷曲性和花粉滑动自花传粉机制,前者被认为是植物界中一种独特的促进异交的行为机制(Li et al., 2001a),后者则是植物界中一种新的自花传粉机制(Wang et al., 2004),这两种分别代表着植物繁育系统不同进化方向的机制同时

存在于姜科植物中,也说明了姜科植物具有多样性的传粉和繁育系统。有花植物的交配对策和性表达多样性的起源和进化一直是进化生物学研究中的一个中心议题,姜科植物所表现出来的极其多样的性表达方式和与之相对应的交配对策,无疑使姜科植物成为这方面研究的理想植物类群。从系统发育的角度开展姜科不同类群植物的传粉和繁育系统的演化研究,必将对我们深入了解姜科植物乃至有花植物的传粉和繁育系统的多样性与形成机制具有重要的理论意义。

花柱卷曲性是仅在姜科植物中发现的一种性多态现象,被认为是异型雌雄异熟(Renner, 2001; Barrett, 2002)的一个特例,其独特之处在于它是通过柱头的运动来实现雌雄的空间隔离。然而,到目前为止,对花柱卷曲性异交机制的遗传背景、适应意义、进化和起源的选择压力等并不是十分清楚。Barrett(2002)以及Zhang和Li(2002)都推测花柱卷曲性应该和其他具有1∶1表型比例的异型雌雄异熟植物一样,其2个不同的性别阶段是由一对等位基因在一个位点上控制的,且雌性先熟(柱头上举型)为显性,雄性先熟(柱头下垂型)为隐性,为了弄清楚其遗传背景,大量的遗传试验仍是必不可少的。花柱卷曲性已被观察到存在于姜科的24种植物中,分属于山姜属、豆蔻属和茴香砂仁属,基于对这些属种的系统发育研究,花柱卷曲性起源于山姜族并至少经历了3–5次的独立演化(Kress et al., 2005)。在更大的范围内观察、记录花柱卷曲性机制在姜科植物中的分布,对于进一步了解其进化起源具有重要意义。Li等(2001a, b)与Zhang和Li(2002)认为花柱卷曲性的主要生态适应意义和进化选择力量是促进异交、避免自交或自交带来的近交衰退,同时,由于其花药的花粉输出和柱头接受花粉在时间或空间上总是分隔的,因而能减少雌雄功能的干扰(Zhang & Li, 2002);张大勇(2004)却认为避免雌雄功能的干扰应该是第一位的,其观点来自于一个简单的事实,上举型的花其柱头上午位于被授粉的位置,花药不散粉,下午运动到花药之上,花药随后开裂、散粉,如果避免自交是主要的,那么柱头在上午已经接受了异交花粉,就没有必要再运动到花药之上,合理的解释是为了避免雌雄功能的干扰。究竟什么是花柱卷曲性的主要的进化选择力量？这是一个极为有趣和有意义的问题,相信通过理论模型、分子标记、人工操控试验等综合研究,能带给我们有趣的答案。

致谢　美国国家自然历史博物馆W. John Kress博士提供了部分参考文献,并对本文初稿提出了很多建设性的意见和建议,特此致谢。

参　考　文　献

Barrett S C H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. Nature Reviews Genetics 3: 274–284.

Burtt B L, Smith R M. 1972. Monoecism in *Alpinia* (Zingiberaceae), with descriptions of six new species. Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh 32: 29–43.

Classen R. 1987. Morphological adaptations for bird pollination in *Nicolaia elatior* (Jack) Horan (Zingiberaceae). Garden's Bulletin Singapore 40: 37–43.

Costerus J C. 1916. Das Labellum und das Diagram der Zingiberaceen. Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg II 14: 95–108.

Cui X-L, Wei R-C, Huang R-F. 1996. A study on the breeding system of *Amomum tsao-ko*. In: Wu T-L, Wu Q-G, Chen Z-Y eds. Proceedings of the 2nd Symposium on Family Zingiberaceae. Guangzhou: Zhongshan University Press. 288–296.

Endress P K. 1994. Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers. Cambridge: Cambridge University Press.

Fægri K, van der Pijl L. 1979. The Principles of Pollination Ecology. 3rd ed. New York: Pergamon Press.

Gao J-Y, Zhang L, Deng X-B, Ren P-Y, Kong J-J, Li Q-J. 2004. The floral biology of *Curcumorpha longiflora* (Zingiberaceae): a ginger with two-day flowers. American Journal of Botany 91: 289–293.
Geber M A, Dawson T E, Delph L F. 1999. Sexual and Gender Dimorphism in Flowering Plants. New York: Springer-Verlag. 33–60.
Gordon-Gray K D, Cunningham A B, Nichols G R. 1989. *Siphonochilus aethiopicus* (Zingiberaceae): observations on floral and reproductive biology. South African Journal of Botany 55: 281–287.
Heywood V H. 1976. Plant Taxonomy. London: Edward Arnold Ltd.
Holttum R E. 1950. The Zingiberaceae of the Malay Peninsula. Garden's Bulletin Singapore 13: 1–250.
Huang S-Q (黄双全), Guo Y-H (郭友好). 2000. Advances in the studies of pollination biology. Chinese Science Bulletin (科学通报) 45: 225–237.
Ippolito A, Armstrong J E. 1993. Floral biology of *Hornstedtia scottiana* (Zingiberaceae) in a lowland rain forest of Australia. Biotropica 25: 281–289.
Kato M. 1996. Plant-pollinator interactions in the understory of a lowland mixed dipterocarp forest in Sarawak. American Journal of Botany 83: 732–743.
Kato M, Itino T, Nagamitsu T. 1993. Melittophily and ornithophily of long-tubed flowers in Zingiberaceae and Gesneriaceae in West Sumatra. Tropics 2: 129–142.
Kress W J, Prince L M, Williams K J. 2002. The phylogeny and a new classification of the gingers (Zingiberaceae): evidence from molecular data. American Journal of Botany 89: 1682–1696.
Kress W J, Liu A-Z, Newman M, Li Q-J. 2005. The molecular phylogeny of *Alpinia* (Zingiberaceae): A complex and polyphyletic genus of gingers. American Journal of Botany. 92: 167–178.
Knuth P, Appel O, Loew E. 1904/1905. Handbuch der Blütenbiologie. III. 1/III. 2 Leipzig: Engelmann.
Kunckel d'Herculais J. 1910. Rapport des insects lepidopteres avec les fleurs des zingiberacees et en particulier avec celles des *Hedychium*. Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances del Academie des Sciences: 1153–1155.
Larsen K, Lock J M, Maas H, Maas P J M. 1998. Zingiberaceae. In: Kubitzki K ed. The Families and Genera of Vascular Plants. IV Flowering Plants, Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae). Berlin: Springer. 474–495.
Li Q-J, Xu Z-F, Kress W J, Xia Y-M, Zhang L, Deng X-B, Gao J-Y, Bai Z-L. 2001a. Flexible style that encourages outcrossing. Nature 410: 432.
Li Q-J (李庆军), Xu Z-F (许再富), Xia Y-M (夏永梅), Zhang L (张玲), Deng X-B (邓晓保), Gao J-Y (高江云). 2001b. Study on the flexistyly pollination mechanism in *Alpinia* plants (Zingiberaceae). Acta Botanica Sinica (植物学报) 43: 364–369.
Li Q-J, Kress W J, Xu Z-F, Xia Y-M, Zhang L, Deng X-B, Gao J-Y. 2002. Mating system and stigmatic behaviour during flowering of *Alpinia kwangsiensis* (Zingiberaceae). Plant Systematics and Evolution 232: 123–132.
Liu Z-Q (刘志秋), Chen J (陈进), Bai Z-L (白智林). 2004. Reproductive characteristics of *Globba lancangensis* and their evolutionary implications. Acta Phytoecologica Sinica (植物生态学报) 28: 1–8.
Lloyd D G, Webb C J. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. I. Dichogamy. New Zealand Journal of Botany 24: 135–162.
Lynch R I. 1882. On a contrivance for cross-fertilisation in *Roscoea purpurea*: with identical reference to the structure of *Salvia* Grahami. Journal of the Linnean Society 19: 204–206.
Maas P J M. 1972. Costoideae (Zingiberaceae). In: Stafleu F ed. Flora Neotropica Monograph. New York: Hafner. 8: 1–139.
Maas P J M. 1977. *Renealmia* (Zingiberaceae-Zingiberoideae). Costoideae (Additions) (Zingiberaceae). In: Rogerson C T ed. Flora Neotropica Monograph. Bronx: New York Botanical Garden. 18: 1–218.
Müller F. 1888. Zweimannige Zingiberaceenblumen. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 6: 95–100.
Müller F. 1890. Miscellen. Kreuzung von *Hedychium*. Abhandlungen Herausgegeben vom Naturwissenschaftlichen Vereine zu Bremen 11: 444.
Müller L. 1931. Ueber den Bau und die Mechanik der Blute von *Globba atrosanguinea*. Oesterreichische Botanische Zeitschrift 80: 149–161.
Porsch O. 1924. Methodik der Blutenbiologie. In: Abderhalden E ed. Handbuch der Biologischen Arbeitsmethoden. Berlin: Urban & Schwarzenberg. XI (1), 395–514.
Renner S S. 2001. Heterodichogamy, how common is it? Trends in Ecology & Evolution 16: 595–597.
Roxburgh W. 1820. Flora Indica or Descriptions of Indian Plants. Vol. 1. Calcutta: Serampore, W. Thacker & Co (Facsimile of the 1st Edition of 1820, 1824; Published in 1975 by Oriole Editions, Inc.).

Sakai S, Nagamasu H. 1998. Systematic studies of Bornean Zingiberaceae I. *Amomum* in Lambir Hills, Sarawak. Edinburgh Journal of Botany 55: 45–64.

Sakai S, Kato M, Inoue T. 1999. Three pollination guilds and variation in floral characteristics of Bornean gingers (Zingiberaceae and Costaceae). American Journal of Botany 86: 646–658.

Schemske D W. 1980. The evolutionary significance of extrafloral nectar production by *Costus woodsonii* (Zingiberaceae): An experimental analysis of ant protection. Journal of Ecology 68: 959–967.

Schemske D W. 1981. Floral convergence and pollinator sharing in two bee-pollinated tropical herbs. Ecology 62: 946–954.

Schemske D W. 1983. Breeding system and habitat effects on fitness components in three Neotropical *Costus* (Zingiberaceae). Evolution 37: 523–539.

Schumann K. 1904. Zingiberaceae. In: Engler A ed. Das Pflanzenreich. Leipzig: W. Engelmann. IV. 46.

Smith R M. 1977. Additional notes on *Alpinia* sect. *Myriocrater*. Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh 35: 195–208.

Smith R M. 1985. A review of Bornean Zingiberaceae: I (Alpinieae p.p.). Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh 42: 261–314.

Smith R M. 1989. A new *Alpinia* from Sabah. Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh 45: 341–343.

Smith R M. 1990. *Alpinia* (Zingiberaceae): A proposed new infrageneric classification. Edinburgh Journal of Botany 47: 1–75.

Stebbins G L. 1974. Flowering Plants: Evolution above the Species Level. Cambridge, Massachusetts: Belknap Press.

Stiles F G. 1978. Temporal organization of flowering among the hummingbird foodplants of a tropical wet forest. Biotropica 10: 194–210.

Takano A, Gisil J, Yusoff M, Tachi T. 2005. Floral and pollinator behaviour of flexistylous Bornean ginger, *Alpinia nieuwenhuizii* (Zingiberaceae). Plant Systematics and Evolution 252: 167–173.

Troll W. 1928. Organisation und Gestalt im Bereich der Blute. Berlin: Springer.

Troll W. 1929. *Roscoea purpurea* Sm., eine Zingiberaceen mit Hebelmechanismus in den Blüten, mit Bemerkungen über die Entfaltungsbewegungen der fertilen Staubblätter von *Salvia*. Planta 7: 1–28.

Troll W. 1951. Botanische Notizen II. Akademie der Wissenschaften und der Literatur in Mainz, Abhandlungen der Mathematisch-*Naturwissenschaftlichen* Klasse: 25–80.

Uyenoyama M K. 2000. A prospectus for new developments in the evolutionary theory of self-incompatibility. Annals of Botany 85: 247–252.

van der Pijl L. 1954. *Xylocopa* and flowers in the tropics. I–III. Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Series C57: 413–423, 541–562.

Vogel S. 1966. Parfumsammelnde Bienen als Bestauber von Orchideen und *Gloxinia*. Oesterreichische Botanische Zeitschrift 113: 302–361.

Vogel S. 1984. Blütensekrete als akzessorischer Pollenkitt. In: Ehrendorfer F ed. Mitteilungsband Botaniker-Tagung Wien, 123. Vienna: Institut für Botanik, Universität Wien.

Wang Y-Q (王英强). 2004. Study on the Pollination Biology of Zingiberaceae. PhD dissertation. Beijing: Graduate School of the Chinese Academy of Sciences. 9–18.

Wang Y-Q, Zhang D-X, Renner S S, Chen Z-Y. 2004. A new self-pollination mechanism. Nature 431: 39–40.

Webb C J, Lloyd D G. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. II. Herkogamy. New Zealand Journal of Botany 24: 163–178.

Wood J M, Franks M. 1911. Natal Plants 6: 560–561.

Wyatt R. 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. In: Real L. ed. Pollination Biology. Orlando: Academic Press. 51–95.

Zhang D-Y (张大勇). 2004. Plant Life-History Evolution and Reproductive Ecology. Beijing: Science Press.

Zhang L (张玲), Li Q-J (李庆军). 2002. Flexistyly and its evolutionary ecological significance. Acta Phytoecologica Sinica (植物生态学报) 26: 385–390.

Zhang L, Li Q-J, Deng X-B, Ren P-Y, Gao J-Y. 2003. Reproductive biology of *Alpinia blepharocalyx* (Zingiberaceae): another example of flexistyly. Plant Systematics and Evolution 241: 67–76.